光照强度对三个虎耳草观赏品种的形态及生理指标的影响

唐世梅[1,2,3,4]，蔡文淇[1,3]，张大毛[1,3]，陈倩如[1,3]，李炎林[1,3*]，田代科[2,4*]

（1. 湖南农业大学 园艺学院，长沙 410128；2. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心辰山科研中心/上海辰山植物园，上海 201602；3. 湖南省中亚热带优质花木繁育与利用工程技术研究中心，长沙 410128；4. 上海市资源植物功能基因组学重点实验室，上海 201602）

摘要： 虎耳草（*Saxifraga stolonifera*)是一种观赏价值较高的阴生植物，常应用于庭院绿化。光照强度对虎耳草的生长表现尤其是叶色、叶斑形成及其颜色深浅可能具有重要影响，从而影响其观赏价值，然而与此相关的研究尚无报道。为了探讨不同虎耳草品种对光强的适应能力和了解其最佳郁闭度，为合理利用提供实践指导，该文以我国国际登录的 3 个虎耳草品种为试验材料，分析 100%、85%、60%、40%和 15% 5 种不同光照强度处理对植株生长发育和光合生理指标的影响。通过主成分分析筛选虎耳草耐阴能力的适宜指标，并采用隶属函数分析对虎耳草的耐阴能力进行综合评价。结果表明：（1）随遮阴度增加，生成匍匐茎的条数、叶片数、叶长、叶宽、叶面积、比叶面积、叶绿素 a、b 和总叶绿素含量呈上升趋势。（2）随遮阴度增加，地上部分鲜重、地上部分干重、匍匐茎直径、类胡萝卜素和类黄酮含量呈先上升后下降趋势。（3）随遮阴度增加，虎耳草叶片的初始荧光值、可溶性糖、可溶性蛋白和丙二醛含量呈下降趋势。（4）主成分分析和隶属函数分析的结果表明，三个虎耳草品种对不同光照的适应能力存在明显差异：‘雪纹’>‘天目恩赐’>‘黑魁’，其中，‘雪纹’的最适光照度为 40%光照，‘天目恩赐’和‘黑魁’的最适光照度为 15%～40%光照。因此，在园艺实践应用中，不同品种应该选择在不同的适宜光照条件下栽培。

关键词： 虎耳草属，观赏品种，光强，形态特征，生理指标，叶绿素

中图分类号： Q945　　**文献标识码：** A

Effects of light intensities on morphological and physiological index of three ornamental cultivars of *Saxifraga stolonifera*

TANG Shimei[1,2,3,4], CAI Wenqi[1,3], ZHANG Damao[1,3], CHEN Qianru[1,3], LI Yanlin[1,3*], TIAN Daike[2,4*]

(1. *College of Horticulture, Hunan Agricultural University*, Changsha 410128, China; 2. *Chenshan Science Research Center of CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Shanghai Chenshan Botanical Garden*, Shanghai 201602, China; 3. *Hunan Key Laboratory of Innovation and Comprehensive Utilization*, Changsha 410128, China; 4. *Shanghai Key Laboratory for Plant Functional Genomics and Resources*, Shanghai 201602, China)

Abstract: As a shade plant with high ornamental value, *Saxifraga stolonifera* is often used in landscape of courtyards and gardens. The light intensity may have an important impact on its growth performance, especially on leaf color, formation and coloration of leaf variegation, which subsequently affects its ornamental value. However, the related study has not been reported before. In order to explore the adaptability of different cultivars of *S. stolonifera* to light intensity and understand their light or shade tolerance, three internationally-registered cultivars raised in China were used as the experimental material, the effects of five light intensity treatments (100%, 85%, 60%, 40% and 15%) on plant growth and development and photosynthetic physiological indexes were investigated. The suitable indexes of light intensity for *Saxifraga* were screened by the principal component analysis, and the

基金项目： 上海市绿化和市容管理局科研专项（G182412）[Supported by Special Fund for Scientific Research of Shanghai Landscaping & City Appearance Administrative Bureau（G182412）]。

第一作者： 唐世梅(1998 -)，硕士，研究方向为国产虎耳草属的多样性及观赏价值评价，(E-mail)1648943359@qq.com。

***通信作者：** 李炎林，博士，副教授，主要从事观赏植物资源与应用研究，(E-mail)liyanlin@hunau.edu.cn；田代科，博士，研究员，博士生导师，研究方向为植物分类及多样性评价、植物迁地保育、观赏植物种质创新及利用等，(E-mail)dktian@cemps.ac.cn。

light tolerance of the cultivars was evaluated by membership function analysis. The results were as follows: (1) The number of stolons, number of blades, leaf length, leaf width, leaf area, specific leaf area, chlorophyll a, b and total chlorophyll contents increased with shading. (2) The fresh and dry weight above ground, stolon diameter, and the contents of carotenoid and flavonoids increased first and then decreased. (3) The initial fluorescence values and the contents of soluble sugar, soluble protein and malondialdehyde of the leaves decreased with shading. (4) By analysis of principal component and membership function, the significant differences were found in the adaptability of the three cultivars to light intensity, 'Xue Wen' > 'Tianmu Enci' > 'Hei Kui'. In which, 40% light intensity is optimal for 'Xue Wen', and 15%−40% light intensity is optimal for 'Tianmu Enci' and 'Hei Kui'. Therefore, in horticultural practice, the suitable light intensity should be considered according to the cultivars of *Saxifraga*.
Key Words: *Saxifraga*, ornamental cultivar, light intensity, morphological trait, physiological index, chlorophyll

虎耳草科（Saxifragaceae）虎耳草属（*Saxifraga*）的虎耳草为多年生草本植物，因其叶形似老虎耳朵而得名，又名耳朵红、老虎耳、金丝荷叶（潘锦堂，1992）；该种在我国分布于河北、陕西、甘肃、江苏、安徽、浙江、华中、华南和西南等地的林下、灌丛、草甸和荫湿岩隙（Wu & Raven, 2001）。虎耳草全株皆可入药，具有清热解毒、祛湿消肿、凉血止血的功效。我国民间常用其治疗中耳炎、外伤出血、牙痛、湿疹、吐血、前列腺增生等多种疾病，疗效显著（蒲祥和宋良科，2009）。在我国，虎耳草因其叶型、叶色和很强的环境适应性等优良特点已被广泛用于盆栽观赏、盆景点缀和园林地被绿化等。其良好的药用价值和观赏价值也已引起学者和普通百姓的重视和关注。

光不仅是植物进行光合作用的能量源泉，而且还影响植物的生长和发育（Bloor & Grubb, 2003; Kelly et al., 2009）。适宜的光照强度利于植物生长发育，但光强超过植物本身所能利用的量时就会对光合系统产生危害（Takahashi & Badger, 2011）。同属不同种甚至不同品种对光强的适应性存在差异，甚至同一植株不同颜色叶片的光合特性也有所差别。例如：胡文海等（2015）以遮阴条件下培养 1 年的比利时杜鹃（*Rhododendron hybridum*）和杜鹃（*R. simsii*）为材料，对其由遮阴后转入全光照下培养 5 d 的叶片叶绿素荧光参数及其快速光曲线变化进行了比较研究，发现同为杜鹃属（*Rhododendron*）的喜阴植物比利时杜鹃和耐阴喜光植物杜鹃对光环境的适应性存在差异；潘月等（2021）对绣球（*Hydrangea macrophylla*）不同品种进行遮阴处理，发现随着光照的减少，不同品种八仙花在光合特性、形态指标、生物量、叶片含水量、叶绿素含量和渗透调节物质方面存在差异；吴霞等（2021）对多年生花叶鹅掌柴（*Schefflera odorata* 'Variegata'）全绿叶、花叶和黄叶的光合色素含量、光响应曲线、叶绿素荧光参数等进行测定，提出花叶鹅掌柴三种颜色叶片都具有较强的耐阴能力，其中全绿叶和花叶还能适应一定的强光环境，其光合作用产物是供黄叶生长的重要来源，叶绿素含量较高的全绿叶片具有更高的光合作用效率，花叶对低光强利用能力和对强光下的自我保护能力较强，具有较高的栽培与培育价值。

虎耳草作为药用和观赏两用植物具有很大的应用价值，但国内对虎耳草的研究大多聚焦于其药理活性、栽培管理等（王锐洁等，2019；张慧等，2021）。近年来关于虎耳草在林下地被绿化、案头装饰、岩石园、墙垣、野趣园、园林垂直绿化中的阴面壁面绿化、城市立交垂直绿化方面和垂直阴面花坛上的应用方式已有报导（孔令亚等，2014；许红娟和陈之林，2015）。虎耳草在我国分布很广，从海南到华北均有，因此对温度的适应性强，但作为一种代表性阴生植物，光是其生长发育的主要环境胁迫因子，光照过强或过弱均会对其产生不利影响。前人的研究表明：轻度遮阴（遮阴 40%）能缓解氮沉降对虎耳草生长发育的抑制作用，有效增强其对光能的捕获能力，在一定程度上提高虎耳草对逆境的适应性（王锐洁等，2019）；自然光照下虎耳草光合速率显著降低，主要受光量子密度的影响，阳光下的叶片总叶绿素含量明显降低，类胡萝卜素却明显升高（贺安娜等，2010）。然而，现有关于虎耳草对光照强度的响应报道很少，研究涉及的资源也少，所用材料大多是绿叶类型和绿叶白斑类型，测定的指标覆盖面窄，并未涉及观赏性状方面或涉及较少。实际上，虎耳草的种内多样性高，叶片颜色和斑纹变化丰富，仅依据对绿叶类型或白斑类型的虎耳草单一类型筛选最适光照度的研究来推断虎耳草的最佳郁闭度过于片面，代表性不够。因此，为了加快虎耳草观赏资源的开发及其园林应用，开展更多品种的光强适应性比较研究，确定品种的适宜栽培光照

条件对虎耳草的园艺生产及应用具有重要的理论和实践指导意义。为了更好地理解虎耳草不同品种对光照强度的形态和生理响应，依据品种特性筛选出其适宜光照条件，本研究设置 5 个光照梯度处理组，测定 3 个国产虎耳草品种生长发育和光合生理方面的指标，采用主成分分析、隶属函数分析对 3 个品种的耐阴能力进行比较评价，以科学指导这些品种在园林绿化中的推广应用。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验采用由上海辰山植物园提供的 3 个虎耳草品种（‘黑魁’‘雪纹’‘天目恩赐’），‘黑魁’已于 2014 年登录，为我国首个国际登录的虎耳草属品种（Tian, 2014），‘雪纹’和‘天目恩赐’为上海辰山植物园 2020 年完成国际登录的品种（相关信息即将发表）。这 3 个品种的观赏价值高，且在叶片颜色和色斑上存在显著差异，适合开展比较研究。‘黑魁’为我国首个自主培育和首个国际登录的虎耳草属品种（田代科，2015；刘青青等，2017），2016 年在北京举行的“第二届园林植物新品种新技术交流会”被评为最具潜力新品种（张哲，2016），其叶片呈莲座状排列生长，叶表面眉状黑斑和绿色相间，观赏价值很高，园艺推广应用潜力大；‘雪纹’和‘天目恩赐’为 2020 年国际虎耳草协会登录的品种，前者叶片表面具有宽窄不等的白色条纹和绿色相间，尽管在我国园林应用的历史悠久，但一直在完成登录前没有具体品种名称，同纯绿色个体统称虎耳草，后者为新选育出的新品种，叶表面为深绿和黑条斑（对光照更敏感）相间，密被粉红色长毛，生长旺盛，观赏价值高，尚未大量推广。将 3 个品种的一年生植株栽植于塑料花盆中（上口径 15 cm，下口径 12 cm，高度 12 cm），每盆 1 株，基质为泥炭：珍珠岩：园土 = 8:1:1，于湖南农业大学花卉基地的温室中进行常规管理，每周喷灌浇水 1 次。3 个月后，选取长势一致、无病虫害的植株进行后续光照处理实验。

1.2 试验方法

遮阴实验于 2021 年 4 月中旬至 6 月中旬在湖南农业大学花卉基地中进行。使用不同规格的工地防尘网和遮阴网，搭成四面遮阴的棚架（长 1.5 m，宽 1.2 m，高 0.75 m），共设置 5 个遮阴处理：100%（CK）、85%（T1）、60%（T2）、40%（T3）和 15%（T4）光照，用台湾泰仕 1332A 照度计（台湾，中国）随机选取晴天和阴雨天各 5 d，于 8：00～17:00 测定各处理的平均光照强度，算出平均值，各处理的遮光率=1-（各处理平均光照强度/全光照对照下光照强度×100%）。每个品种每个处理设置 10 个重复。实验采用裂区设计，遮阴度为主因素，虎耳草品种为副因素。

植株形态指标的测定：遮阴处理 40 d 时，随机采收朝南的虎耳草成熟叶 6 片，对其叶面积、叶长和叶宽进行测量；遮阴处理 60 d 时，对叶片数、匍匐茎条数和匍匐茎直径进行测量。匍匐茎直径通过电子游标卡尺(浙江，中国)测量，测量位置为匍匐茎距离着生位置 3～5 cm 处；叶面积、叶长和叶宽通过拍照用 Photoshop 2020 计算；叶片数和匍匐茎条数直接计数。每处理随机选取 6 盆进行测量，结果取其平均值。

植株生理指标的测定：遮阴处理 40 d 后，光合色素含量以乙醇提取的方法测定（李合生，2000），花色素苷和类黄酮以 1%盐酸甲醇提取法测定（Mita et al., 1997）。遮阴处理 50 d 后，使用 Pen FP 110 手持式叶绿素荧光仪（捷克），选择仪器内的 OJIP（Kupper et al., 2019）和 NPQ3 程序对虎耳草成熟叶进行测量。遮阴处理 60 d 后，采用可溶性糖含量试剂盒(蒽酮比色法)测定可溶性糖含量，采用可溶性蛋白含量测定试剂盒(考马斯亮蓝法)测定可溶性蛋白含量，采用丙二醛含量试剂盒（硫代巴比妥酸法）测定丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量，试剂盒均为上海优选生物科技有限公司提供。从每处理中取 6 株实生苗，测定比叶面积（specific leaf area，SLA），并称量地上部分的鲜重（fresh weight，FW）和干重（dry weight，DW）。

1.3 统计方法

利用 Microsoft Excel 软件整理数据；采用 SPSS 21 软件对数据进行方差分析和差异显著性($P<0.05$)检验，多重比较采用 Duncan 法；使用 Origin Pro 2019b 和 Photoshop 2020 进行图形的绘制与图片的处理。

采用模糊数学的隶属函数法（黄溦溦等，2011）计算 3 个虎耳草品种的隶属函数值，以评价 3 个品种的光适应性。

隶属函数值(U_{ij}) 的计算公式：当指标与光适应性呈正相关时，$U_{ij} = (X_{ij} - X_{imin})(X_{imax} - X_{imin})$；当指标与光适应性呈负相关时，$U_{ij} = [1 - (X_{ij} - X_{imin})(X_{imax} - X_{imin})]$。式中：$X_{ij}$ 为第 i 个品种第 j 个指标的测定值；X_{imin} 为 j 指标中的最小值；X_{imax} 为 j 指标中的最大值。

各品种综合评价值(D) 的计算公式: $D=\sum_{j=i}^{n}\frac{U_{ij}}{n}$，i=1，2，3…，$n$。

2 结果与分析

2.1 遮阴对虎耳草生长发育的影响

2.1.1 表型

遮阴对虎耳草植株形态的影响实验结果显示（图 1），随着光照减弱，3 个虎耳草品种的叶面积、叶长和叶宽均增加；不同光照处理下，‘雪纹’的叶长差异不显著（表 1）。在叶片数方面，‘黑魁’和‘天目恩赐’的叶片数随遮阴度增加而增加，T4 的叶片数达到最大值，但与 T3 差异不显著；‘雪纹’的叶片数在 T3 处理下达到最大，而 T4 的叶片数又减少，但两处理间差异不显著；T3 处理下的‘雪纹’叶片数最多，其次是‘黑魁’和‘天目恩赐’；‘雪纹’和‘天目恩赐’的叶片数差异显著，而‘黑魁’与其他 2 个品种的叶片数差异不显著。在匍匐茎数方面，3 个品种均随着光照的减弱先上升再下降，且均在 T3 处理下达到最大值，‘黑魁’‘雪纹’和‘天目恩赐’每盆的平均匍匐茎数分别为 12.33、11.67 和 11.00，相同光照不同品种间差异均不显著。在匍匐茎直径方面，3 个品种的匍匐茎直径均呈现出先上升后下降的趋势，均在 T2 处理下达到最大值，‘黑魁’‘雪纹’和‘天目恩赐’分别为 2.62、2.34 和 1.71；‘黑魁’和‘雪纹’的匍匐茎直径在 CK、T1、T2 和 T3 处理下显著高于‘天目恩赐’，在 T4 处理下，3 个品种间的匍匐茎直径均差异显著，‘黑魁’＞‘雪纹’＞‘天目恩赐’，分别为 2.02、1.59 和 1.20。

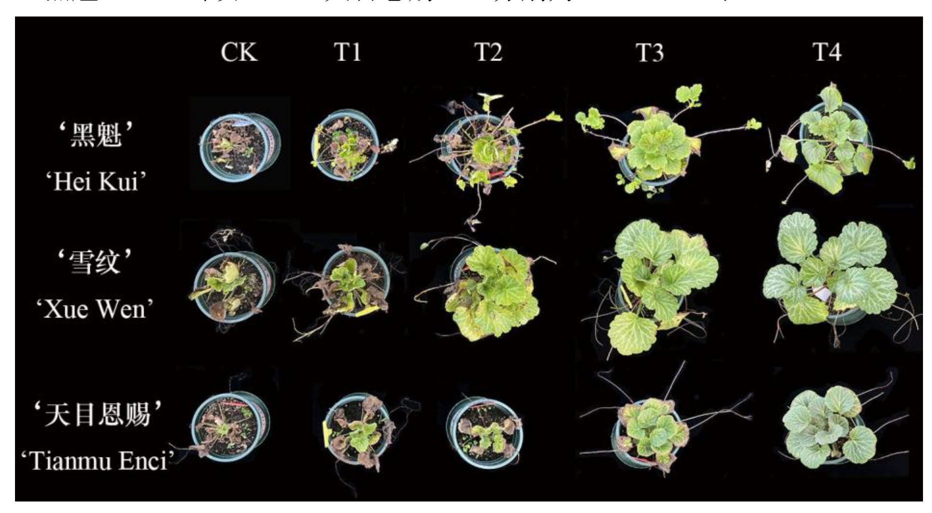


图 1 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的植株形态差异（处理 60 d 时）

Fig. 1 Morphological differences of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities (60 days after treatment)

表 1 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的表型差异

Table 1 Phenotypes differences of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

品种 Cultivar	处理 Treatment	叶面积 Leaf area (cm^2)	叶长 Leaf length (cm)	叶宽 Leaf width (cm)	叶片数 Number of blades	匍匐茎条数 Number of stolons	匍匐茎直径 Stolon diameter (mm)
‘黑魁’ ‘Hei Kui’	CK	27.01±2.08Bb	6.56±0.13Bb	6.62±0.07Bc	2.33±0.33c	3.33±0.33a	2.34±0.11Aabc
	T1	31.96±3.09Bb	6.55±0.28b	7.00±0.26Bb	5.50±0.50bc	5.00±1.00a	2.46±0.10Aab

	T2	34.06±2.31Bb	6.72±0.24Bb	7.63±0.26Bb	8.50±0.50b	8.50±0.50ab	2.62±0.11Aa
	T3	45.43±1.43Ca	7.46±0.05Ca	8.58±0.23Ba	13.17±0.65ABa	12.33±2.07ab	2.23±0.07Abc
	T4	44.67±3.03Ca	7.60±0.28Ca	8.71±0.28Ca	14.33±2.19a	8.00±3.00a	2.02±0.11Ac
‘雪纹’ ‘Xue Wen’	CK	48.74±6.77Ac	7.81±0.83A	8.40±0.44Ac	2.5±0.50c	2.50±0.50c	2.15±0.03Aa
	T1	73.82±12.63Abc	6.63±2.58	10.52±0.94Abc	5.50±0.50c	6.50±0.50bc	2.30±0.13Aa
	T2	86.51±9.95Aabc	9.84±0.50A	12.10±1.05Aab	10.00±0.41b	10.50±0.65ab	2.34±0.09Aa
	T3	96.36±5.53Aab	10.43±0.29A	13.43±0.67Aab	15.67±1.45Aa	11.67±2.33a	2.32±0.05Aa
	T4	119.74±10.00Aa	11.54±0.44A	15.30±0.25Aa	12.67±1.20ab	6.67±0.88bc	1.59±0.07Bb
‘天目恩赐’ ‘Tianmu Enci’	CK	32.73±2.42Bd	6.18±0.25Bc	7.54±0.38ABd	2.33±1.20d	4.00±2.31b	1.00±0.02Bc
	T1	41.10±4.09Bcd	6.55±0.39bc	8.62±0.28Ccd	4.25±1.70cd	5.50±1.04ab	1.18±0.16Bbc
	T2	47.39±3.27Bc	7.28±0.27Bb	9.23±0.35Bbc	8.00±0.91bc	8.50±2.22ab	1.71±0.15Ba
	T3	59.24±5.42Bb	8.32±0.34Ba	10.09±0.62Bb	11.00±1.73Bab	11.00±2.04a	1.51±0.10Bab
	T4	74.97±4.44Ba	8.88±0.08Ba	11.76±0.16Ca	13.00±1.08a	9.75±0.85ab	1.20±0.06Cbc

注：不同大写字母表示同一遮阴处理下不同品种间的差异显著(P＜0.05)；不同小写字母表示同一品种不同遮阴处理间的差异显著(P＜0.05)。下同。

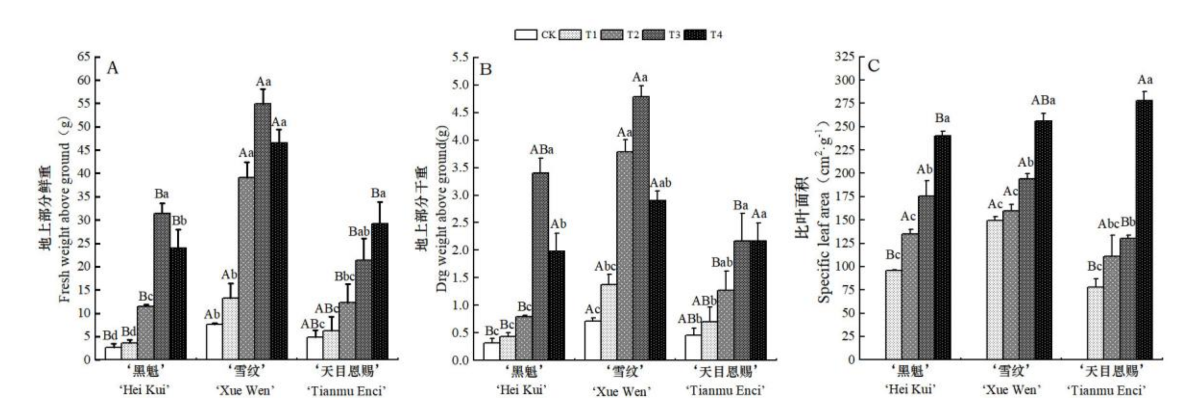
Note: Different capital letters indicate significant differences among different cultivars at the same shading treatment (P<0.05); Different small letters indicate significant differences among different shading treatments at the same cultivar (P<0.05). The same below.

2.1.2 鲜重、干重和比叶面积

光照处理显著影响虎耳草的鲜重（FW），这与以往的相关实验结论相同（桂克印，2008）。随着光照减弱，‘黑魁’和‘雪纹’的 FW 先增后减，均在 T3 处理时达到最大值，最大值分别为 31.40 和 54.92 g，在 T4 处理下 FW 又有所减少，相对于 T3 处理组分别减少了 23.76%和 15.33%，其中‘黑魁’的 T2、T3 和 T4 处理组之间差异显著，‘雪纹’的 T2、T3 和 T4 处理组之间虽有差异但不显著。随着光照减弱，‘天目恩赐’的 FW 逐渐增加，直到在 T4 处理下达到最大值 29.21 g，T3 与 T4 处理组之间以及 T3 与 T2 处理组之间差异均不显著。对同一遮阴胁迫处理下不同虎耳草品种的 FW 测定分析表明：在 T1 和 CK 处理下，‘雪纹’的 FW 显著高于‘黑魁’，但‘天目恩赐’和‘黑魁’之间，以及‘天目恩赐’和‘雪纹’之间差异均不显著；当光照度降低到 15%～60%时，‘雪纹’的 FW 均显著高于‘黑魁’和‘天目恩赐’（图 2：A）。

不同虎耳草品种的干重（DW）对不同光照强度的响应如图 2：B 所示， 3 个虎耳草品种的 DW 均随着光照的减少呈现出先增加后减少的趋势，在 T3 处理下的 DW 最大，分别为 3.40、4.79 和 2.17 g。‘黑魁’T3 的 DW 显著高于 T2 和 T4 处理组；‘雪纹’T2 的 DW 相对于 T3 处理组减少了 20.88 g，但差异不显著，‘雪纹’T4 的 DW 相对于 T3 处理组减少了 39.46%，差异显著；‘天目恩赐’T3 的 DW 虽高于 T2 和 T4 处理组，但差异不显著。

比叶面积（SLA）能反映植物在不同生境下光照资源获取能力，对不同生境的适应特征（安琪，2015）。由于虎耳草为阴生植物，CK 处理下的虎耳草因光照过强叶片未发育成熟就被烧灼，SLA 为 0 cm^2 g^{-1}；不同品种虎耳草的 SLA 随着光强的减弱呈正相关关系，3 个品种的 T1、T2 和 T3 处理组与 T4 处理组之间均差异显著，T1 与 T2 处理组均差异不显著；在 T4 处理下各品种的 SLA 达到最大值，‘天目恩赐’＞‘雪纹’＞‘黑魁’，最大值分别为 9.87、8.51、4.98 cm^2 g^{-1}，‘天目恩赐’和‘黑魁’差异显著，‘雪纹’和其他 2 个品种差异均不显著（图 2：C）。



不同大写字母表示同一遮阴处理下不同品种间的差异显著(P＜0.05)；不同小写字母表示同一品种不同遮阴处理间的差异显著(P＜0.05)。下同。

Different capital letters indicate significant differences among different cultivars at the same shading treatment (P<0.05); Different small letters indicate significant differences among different shading treatments at the same cultivar (P<0.05). The same below.

图 2 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的生物量差异

Fig. 2 Biomasses differences of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

2.2 遮阴处理对虎耳草叶绿素荧光参数的影响

2.2.1 OJIP 曲线

三个虎耳草品种的 OJIP 曲线（叶绿素荧光诱导动力学曲线）表明（图 3），在 5 个不同光照强度处理下，虎耳草的偏转点 I 相及最高峰 P 相对应的荧光量均高于原点 O 相以及拐点 J 相对应的荧光量。‘黑魁’的 CK 和 T1 相较于 T2、T3 和 T4 处理组，以及‘天目恩赐’的 CK 相较于 T1、T2、T3、T4 处理组，其 J 点、I 点和 P 点的叶绿素荧光强度都发生大幅度下降，表明光系统II（PS II）活性受到了严重损伤。同一品种不同光照处理下，其最大荧光值（F_m）出现的时间有所差别，F_m 是 PS II反应中心处于完全关闭时的荧光产量，可反映经过 PS II的电子传递情况，‘黑魁’和‘天目恩赐’均在 T4 处理下最早出现最大荧光值，而‘雪纹’的最大荧光值最早出现在 T3 处理组。

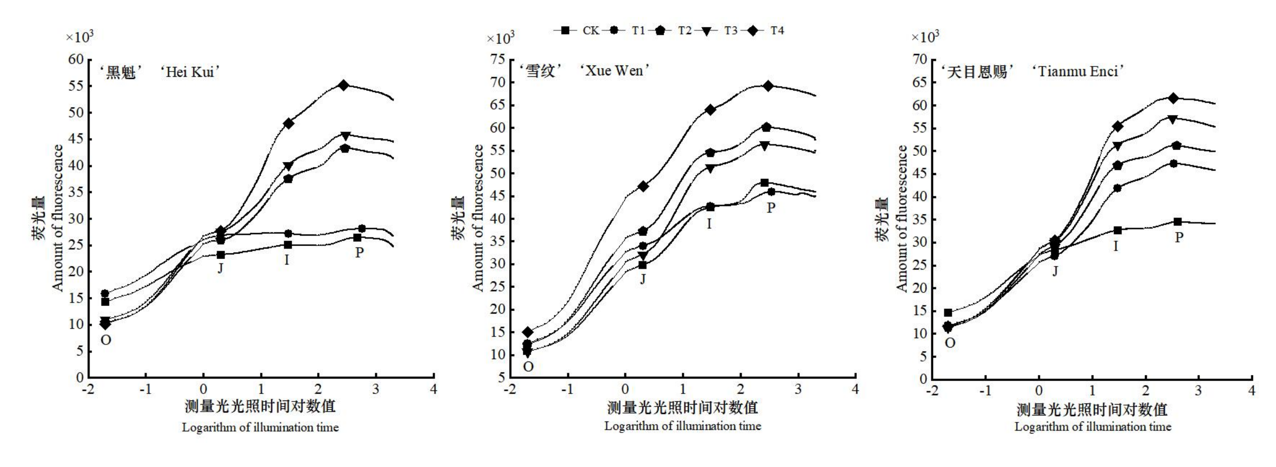


图 3 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的 JIP-test 曲线

Fig. 3 JIP-test curves of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

2.2.2 PS II效率

不同品种的初始荧光（F_o）对不同遮阴条件的响应存在差异（表 2）：‘黑魁’的最小和最大 F_o 分别出现在 T4 和 T1 处理组；‘雪纹’分别出现在 CK 和 T4 处理组；‘天目恩赐’出现在 T3 和 CK。F_o 是 PS II反应中心完全开放时的荧光产额，其大小与叶绿素浓度有关，表明不同虎耳草品种叶片的叶绿素浓度对光强的响应存在差异。3 个虎耳草品种的 F_m 均随遮阴强度加大而升高，且均在 T4 达到最大值，但不同品种在 T4 处理下的 F_m 略有差异，即‘雪纹’＞‘天目恩赐’＞‘黑魁’，3 个品种对应的 F_m 分别为 69 020.50、

61 456.33 和 54 943.00，其中，‘黑魁’与‘雪纹’的 F_m 之间差异显著，而‘天目恩赐’与‘黑魁’之间，以及‘天目恩赐’与‘雪纹’之间有差异但不显著。PS II最大光化学量子效率（F_v/F_m）反映植物对其生境长期适应的机制，正常生长的 F_v/F_m 相对稳定，当环境变化对植物造成胁迫或伤害后，F_v/F_m 会随之下降（唐敏等，2020）。在同一光照度（T2、T3 和 T4）下，不同品种间的 F_v/F_m 差异并不显著；‘黑魁’和‘天目恩赐’的 F_v/F_m 都随着光强的减弱而增加，在 T4 处理下达到最大值，分别为 0.801 和 0.795；‘雪纹’的 F_v/F_m 在 T3 达到了最大值，而在 T4 出现了下降趋势，进一步表明‘黑魁’和‘天目恩赐’在 T4 处理下的最大光能转化效率最高；‘雪纹’在 T3 处理下的最大光能转化效率高于其他处理组，反映了‘黑魁’‘天目恩赐’潜在的最大光合能力出现在 T4，‘雪纹’潜在的最大光合能力出现在 T3，而其他处理组均对植物造成了不同程度的胁迫或伤害，使得 F_v/F_m 下降。

表 2 不同光照强度下 3 个虎耳草品种暗适应叶绿素荧光参数

Table 2 Chlorophyll fluorescence parameters of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

品种 Cultivar	处理 Treatment	初始荧光 F_o	最大荧光 F_m	PS II最大光化学量子效率 F_v/F_m
‘黑魁’ ‘Hei Kui’	CK	15 182.50±214.37Ab	26 236.00±1 022.01Be	0.421±0.001Bb
	T1	16 905.00±377.90Aa	27 927.33±577.87Bd	0.395±0.004Bb
	T2	11 053.33±291.05Bd	43 077.00±820.72Cc	0.743±0.002a
	T3	11 736.00±131.66c	45 645.00±612.00Bb	0.743±0.002a
	T4	10 956.00±102.71Bd	54 943.00±428.67Ba	0.801±0.005a
‘雪纹’ ‘Xue Wen’	CK	11 606.00±109.11Bb	47 726.00±213.83Ac	0.749±0.001Aa
	T1	13 816.50±1 201.18ABab	45 726±2 824.97Ac	0.700±0.008Ab
	T2	13 654.00±506.91Aab	59 917.00±225.17Ab	0.772±0.008a
	T3	11 655.00±366.04b	56 162.50±929.25Ab	0.793±0.003a
	T4	16 661.50±2 336.83Aa	69 020.50±2 365.29Aa	0.762±0.010a
‘天目恩赐’ ‘Tianmu Enci’	CK	15 583.00±696.65Aa	34 277.00±4 513.98Bb	0.525±0.080Bb
	T1	12 690.00±1 013.40Bb	47 075.67±8 308.57Aab	0.703±0.081Aa
	T2	12 321.33±1 103.72ABb	50 987.67±637.55Ba	0.759±0.021a
	T3	12 267.00±366.86b	57 013.00±637.12Aa	0.785±0.005a
	T4	12 613.67±1 021.82ABb	61 456.33±3 473.42ABa	0.795±0.033a

2.2.3 光化学与非光化学淬灭系数

光化学淬灭系数（Q_p）表示 PS II反应中心天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额，其值越大，说明 PS II的电子传递活性越高（史胜青等，2004）。Q_p 同时反映了 PS II反应中心的开放程度，其值越大，PS II反应中心开放部分的比例就越高，天线色素所吸收的光能就能以更高的比例推动光合电子传递，从而提高 PS II的电子传递能力（张杰等，2005）。从图 4 可看出，‘黑魁’在光适应后的 200 s 内，CK 处理组与 T3 和 T4 处理组的 Q_p 均低于 T1 和 T2 处理组，说明高度遮阴和高度强光胁迫均会降低‘黑魁’的 PS II光合电子传递活性；‘雪纹’和‘天目恩赐’在受到 T3 和 T4 处理时，Q_p 低于 CK、T1 和 T2 处理组，说明‘雪纹’和‘天目恩赐’在 T3 和 T4 处理下 Q_p 降低，PS II的电子传递活性降低。对 3 个虎耳草品种的最大 Q_p 进行对比，发现‘黑魁’和‘雪纹’在 T1 处理时 Q_p 最大，‘天目恩赐’在 CK 处理下 Q_p 最大，表明虎耳草各品种在轻度光强胁迫时，PS II仍能维持较高的光合电子传递活性。

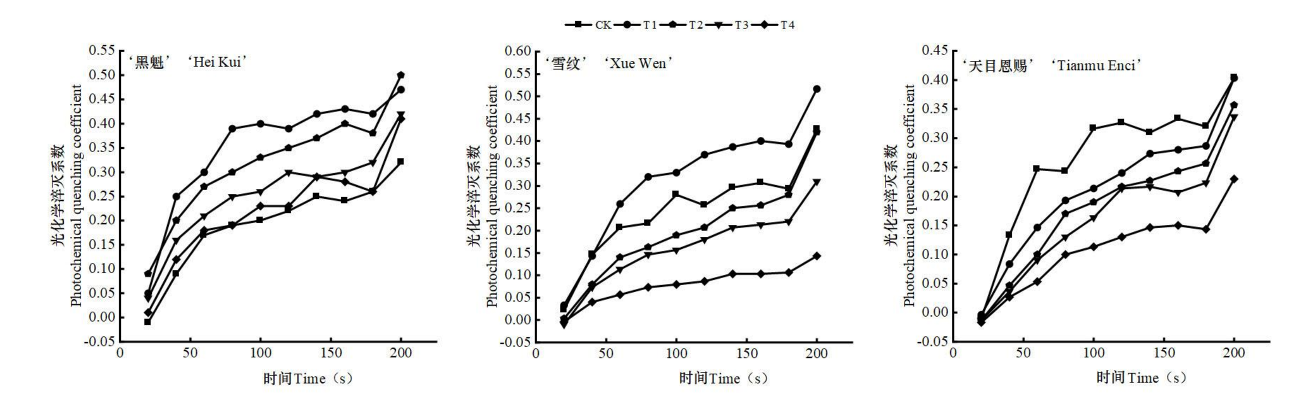


图 4 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的光化学淬灭系数

Fig.4 Photochemical quenching coefficients of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

非光化学淬灭系数（NPQ）反映了 PS Ⅱ反应中心天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分（杨玉珍等，2010）。非光化学淬灭是一种自我保护机制，PS Ⅱ反应中心通过提高非辐射性热耗散，可以消耗 PS Ⅱ吸收的过量光能，从而保护 PS Ⅱ反应中心免受因天线色素吸收过多光能而引起光合器官的破坏或损伤（史胜青等，2004）。对不同遮阴胁迫处理下虎耳草叶片非光化学淬灭系数测定分析表明（图 5）：在光适应后的 40 s，CK 处理的'雪纹'，以及 CK 和 T1 处理的'黑魁'和'天目恩赐'，其 NPQ 呈现明显的下降趋势，表明 PS Ⅱ因吸收过量的光能而造成了光合器官损伤；在 T4 和 T2 处理的'黑魁'、T2 处理的'雪纹'和 T3 处理的'天目恩赐'，其 NPQ 达到最大值，表明轻度遮阴并不会损伤虎耳草的自我保护机制。

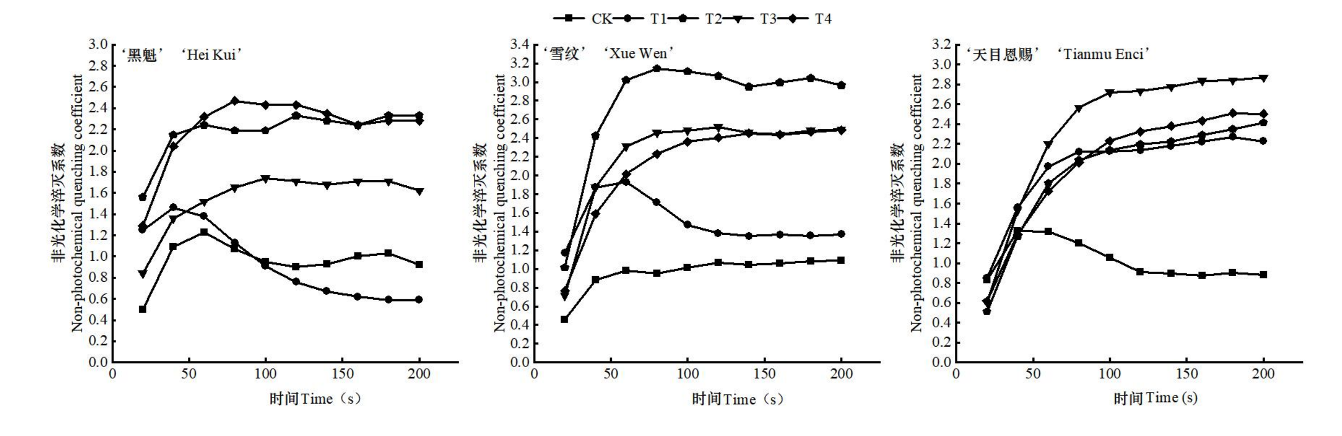


图 5 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的非光化学淬灭系数

Fig.5 Non-photochemical quenching coefficients of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

2.3 遮阴对虎耳草叶片表型、光合色素及次生代谢产物含量的影响

不同光照处理下的虎耳草叶片呈现出不同的状态（图 6）：随着光照强度的减弱，'黑魁'分布在脉间的黑色斑纹面积变大且颜色变深，绿叶面积变小颜色变深；'雪纹'沿叶脉分布的白色斑纹面积变大，叶片颜色由浅绿色变为深绿色；'天目恩赐'叶脉间不规则的褐色斑纹和叶色变化不明显。CK、T1 和 T2 的'雪纹'和'天目恩赐'以及 CK 和 T1 的'黑魁'，其叶均被光灼伤，'天目恩赐'的叶片被灼伤得最明显。对不同遮阴胁迫处理下虎耳草品种的叶绿素 a（Chla）、叶绿素 b（Chlb）和总叶绿素测定分析表明（图 7）：随着光照的减少，'黑魁'斑纹的 Chla、Chlb 和总叶绿素呈现出先增加后减少再增加的趋势，但 T3 相对于 T2 的 Chla、Chlb 和总叶绿素虽有减少但差异不显著；'黑魁'绿叶的 Chla、Chlb 和总叶绿素随着光照的减少呈现出先减少后增加的趋势，CK 虽相对于 T1 的 Chla、Chlb 和总叶绿素有所减少但差异不显著；

‘雪纹’的 Chla、Chlb 和总叶绿素含量均随着光照的减弱而增加；‘天目恩赐’的 Chla、Chlb 和总叶绿素含量对光强的响应呈现不规则变化，各处理组间差异不大，但均在 T4 处理时达到最大值。在 T3 和 T4 的遮阴胁迫下，对比不同品种虎耳草的 Chla、Chlb 和总叶绿素含量，表现为‘雪纹’＞‘黑魁’＞‘天目恩赐’。

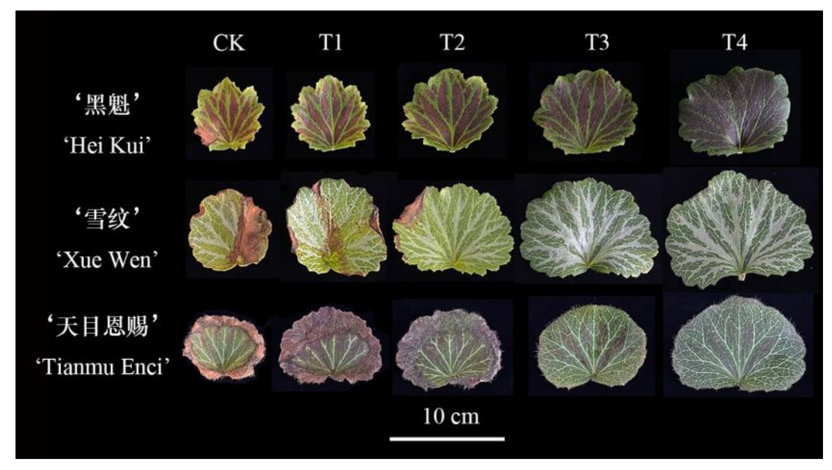
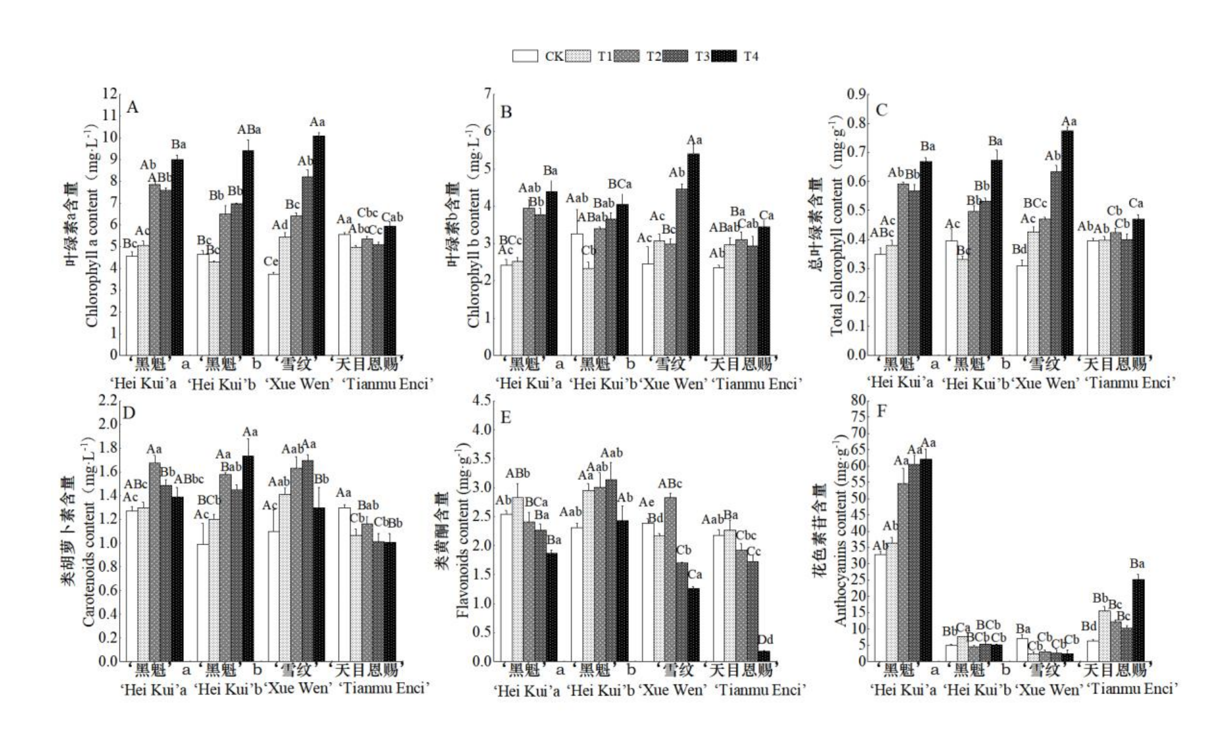


图 6 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的叶片形态（处理 40 d 时）

Fig. 6 Leaves morphology of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities (40 days after treatment)

对不同遮阴胁迫处理下虎耳草的类胡萝卜素（Car）、类黄酮和花色素苷含量测定分析表明（图 7）：随着遮阴度的增加，‘黑魁’斑纹和‘雪纹’的 Car 呈现出先增加后减少的趋势，分别在 T2 和 T3 处理下达到最大值，但均在 CK 处理下含量最少，均与最大值有显著差异；‘黑魁’绿叶的 T2、T3 和 T4 处理组的 Car 高于 CK 和 T1 处理组，而‘天目恩赐’的 CK 处理组 Car 显著高于其他 4 个处理组。虎耳草类黄酮含量对光照强度的响应表现为随着光照减弱，‘黑魁’斑纹区、‘黑魁’绿叶区和‘天目恩赐’的类黄酮含量先升后降，特别是‘天目恩赐’的 T4 相较于 T1，类黄酮含量下降了 92.18%。在同一光照条件下，‘黑魁’斑纹区的花色素苷含量均显著高于其他组，且随着遮阴度的增加，花色素苷含量呈现上升趋势；‘黑魁’绿叶区的花色素苷含量在 T1 处理下达到最大值，‘雪纹’的花色素苷含量在 CK 处理下达到最大值；‘天目恩赐’的花色素苷含量对光强的响应呈现不规则变化。



‘黑魁’a.‘黑魁’叶片的黑色斑纹部分；**‘黑魁’b**.‘黑魁’叶片的绿色部分。

‘Hei Kui’ a. Striped leaf of ‘Hei Kui’; **‘Hei Kui’ b**. Green leaf of ‘Hei Kui’.

图 7 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的光合色素和次生代谢物

Fig. 7 Photosynthetic pigments and secondary metabolites of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

2.4 遮阴对虎耳草生理指标的影响

随着光照减弱，3 个品种的可溶性糖含量相比全光照组均有所下降（图 8：A），其中‘雪纹’的可溶性糖含量下降幅度最大，达 79.47%，其次是‘黑魁’（下降 51.95%）和‘天目恩赐’（下降 47.19%）；在 CK、T1、T2 和 T3 处理下，可溶性糖含量最高的为‘雪纹’，其次为‘黑魁’和‘天目恩赐’，均达到了差异显著性水平；在 T4 处理下，‘黑魁’的可溶性糖含量显著高于‘雪纹’和‘天目恩赐’，‘雪纹’和‘天目恩赐’差异不显著。同一品种内，‘黑魁’和‘天目恩赐’的 CK、T1、T2 和 T3 处理组内差异不显著，但和 T4 处理组差异显著。所有相邻的不同光照处理组间，各品种的可溶性糖含量在 T3 和 T4 处理组间下降最快。

遮阴度增加可降低‘黑魁’和‘天目恩赐’的可溶性蛋白含量，而‘雪纹’的可溶性糖呈现先下降后上升的变化趋势，在 T3 达到最小值，为 347.25 μg·mL^{-1}（图 8：B）。说明遮阴处理能够加快‘黑魁’和‘天目恩赐’的可溶性蛋白消耗，轻度遮阴和重度遮阴能减慢‘雪纹’可溶性蛋白的积累，40%光照度能加快‘雪纹’的可溶性蛋白积累。

‘黑魁’和‘天目恩赐’的 MDA 随着遮阴度的提高而逐渐降低；‘雪纹’的 MDA 则呈现出先降后升的趋势，T3 处理下含量达到最低，CK 和 T1 处理组与 T2、T3 和 T4 处理组之间差异显著（图 8：C）。

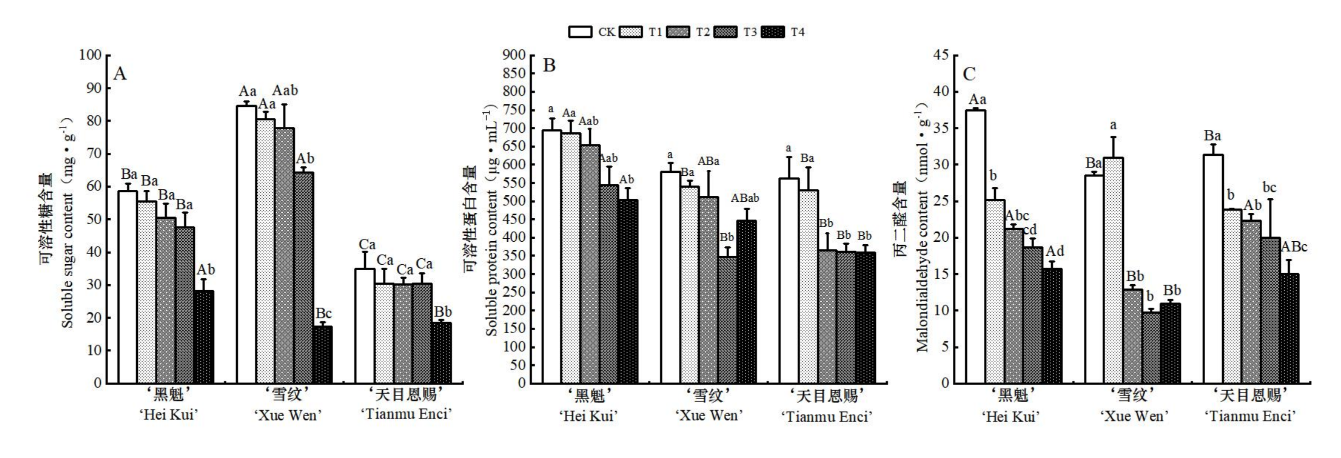


图 8 不同光照强度下 3 个虎耳草品种的生理指标

Fig. 8 Physiological indexes of three *Saxifraga stolonifera* cultivars under different light intensities

2.5 3 个虎耳草品种光适应性的综合评价

2.5.1 光适应性指标的筛选

3 个虎耳草品种在不同光照处理下的形态指标和光合生理指标的变化幅度均不相同，用 5 个不同光照处理的各项指标来评价各品种光适应性的结果均不相同，因此，数据分析结合研究目的选取具有代表性的 3 个虎耳草品种 T4 的测量数据进行光适应性综合评价。利用 SPSS 21 软件对虎耳草的形态指标和光合生理指标进行标准化处理，对标准化后的指标进行主成分分析。由表 3 可知，虎耳草 4 个主成分的累计贡献率达到了 88.89%，第 1 主成分的贡献率为 35.33%，包括叶长、叶宽、叶面积、FW、F_m、F_o、总叶绿素和 Chla，共 8 个指标；第 2 主成分的贡献率为 18.73%，包括可溶性蛋白、SLA、匍匐茎直径和匍匐茎数，共 4 个指标；第 3 主成分的贡献率为 18．51%，包括叶片数、Chlb 和可溶性糖，共 3 个指标；第 4 主成分的贡献率为 16.32%，包括 Car、F_v/F_m 和类黄酮，共 3 个指标。综上共选出 18 个载荷量高于 0.6 的指标，作为虎耳草光适应性的鉴定指标。根据各指标间相关系数的大小，删减相关系数达到 0．90 以上的重复性指标（张辉和赵秋红，2013），最终选取 12 个指标计算综合指标值分别为叶面积、FW、F_o、总叶绿素、可溶性蛋白、

SLA、匍匐茎直径、匍匐茎数、叶片数、Car、F_v/F_m 和类黄酮。

表 3 虎耳草各指标的系数及贡献率

Table 3 Coefficients and contribution rates of each index of *Saxifraga stolonifera*

指标 Index	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 2	主成分 3 Principal component 3	主成分 4 Principal Component 4
叶长 Leaf length	0.95	0.18	0.12	0.19
叶宽 Leaf width	0.94	0.23	0.23	0.04
叶面积 Leaf area	0.89	0.27	0.18	0.26
地上部分鲜重 Fresh weight above ground	0.88	-0.21	-0.1	0.02
最大荧光 F_m	0.86	-0.15	0.41	-0.22
初始荧光 F_o	0.71	-0.3	0.39	-0.39
总叶绿素 Total chlorophyll	0.69	0.07	0.69	0.15
叶绿素 a Chlorophyll a	0.68	0.14	0.56	0.4
地上部分干重 Dry weight above ground	0.57	-0.5	0.01	-0.5
可溶性蛋白 Soluble protein	-0.07	-0.9	-0.1	-0.36
比叶面积 Specific leaf area	0.09	0.83	0.13	-0.11
匍匐茎直径 Stolon diameter	0.1	0.83	0.32	-0.36
匍匐茎数 Number of stolons	-0.11	0.69	-0.47	0.03
叶片数 Number of blades	0	-0.1	-0.95	-0.03
叶绿素 b Chlorophyll b	0.59	-0.02	0.75	-0.18
可溶性糖 Soluble sugar	-0.52	-0.37	-0.68	-0.19
类胡萝卜素 Carotenoids	0.06	-0.09	-0.16	0.95
最大光化学量子效率 F_v/F_m	-0.46	0.23	0.37	0.7
类黄酮 Flavonoids	0.35	-0.35	0.1	0.68
丙二醛 Malondialdehyde	-0.45	-0.42	-0.16	-0.59
特征值 Eigenvalue	7.07	3.75	3.7	3.26
贡献率 Contribution (%)	35.33	18.73	18.51	16.32
累计贡献率 Accumulative contribution rate (%)	35.33	54.06	72.57	88.89

2.5.2 光适应性综合隶属函数分析

将光适应性筛选出来的指标值标准化后运用隶属函数法得到 3 个虎耳草品种在 15%光照处理下的隶属函数值。该值反映了品种耐阴能力的强弱，数值越大，表示越耐阴。对隶属函数值进行排序，耐阴能力表现为‘雪纹’>‘天目恩赐’>‘黑魁’（表 4）。

表 4 3 个虎耳草品种耐荫蔽能力的隶属函数值

Table 4 Membership function values of shading resistance of three *Saxifraga stolonifera* cultivars

品种 Cultivar	LA	FW	F_o	Chl(a+b)	SP	SLA	SD	NOS	NOB	Car	F_v/F_m	Fla	D	排序 Rank
‘黑魁’ ‘Hei Kui’	0.00	0.00	0.00	0.65	0.00	0.00	1.00	0.43	0.00	1.00	1.00	1.00	0.42	3
‘雪纹’ ‘Xue Wen’	1.00	1.00	1.00	1.00	0.39	0.42	0.48	0.00	1.00	0.53	0.00	0.55	0.61	1
‘天目恩赐’‘Tianmu Enci’	0.40	0.23	0.29	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	0.80	0.00	1.00	0.00	0.48	2

注：**LA**. 叶面积；**FW**. 地上部分鲜重；F_o. 初始荧光；**Chl(a+b)**. 总叶绿素；**SP**. 可溶性蛋白；**SLA**. 比叶面积；**SD**. 匍匐茎直径；**NOS**. 匍匐茎数；**NOB**. 叶片数；**Car**. 类胡萝卜素；F_v/F_m. PS II最大光化学量子效率；**Fla**. 类黄酮；**D**. 各品种综合评价指标。

Note : **LA**. Leaf area; **FW**. Fresh weight above ground; F_o. Initial fluorescence; **Chl(a+b)**. Total chlorophyll; **SP**. Soluble protein; **SLA**. Specific leaf area; **SD**. Stolon diameter; **NOS**. Number of stolons; **NOB**. Number of blades; **Car**. Carotenoid; F_v/F_m. PS II maximum photochemical quantum efficiency; **Fla**. Flavonoids; **D**. Comprehensive evaluation index of each cultivars.

3 讨论与结论

植物的形态可塑性是植物对多变外部环境的重要适应方式之一。叶片是植物进行光合作用的主要器官，也是植物进化过程中可塑性最强的器官，植物通过调节叶片形态等方式来适应光环境变化（薛伟等，2011）。本研究结果表明，60%以上的光照会灼伤虎耳草叶片，暴露在全光照下的虎耳草无法正常生长甚至死亡，随着遮阴强度提高，虎耳草的叶面积和比叶面积逐渐增加，这可能是因为在荫蔽环境下虎耳草通过长出大而薄的叶片，增大受光面积、减小光辐射穿透距离，以便增强叶片细胞对弱光辐射的捕获能力，从而提高光能利用率，这与骆驼刺（*Alhagi sparsifolia*）的研究结果相似（马天光等，2018）。无论是自然还是人工扩繁，通过匍匐茎增殖是虎耳草的重要繁殖方式之一，因此，在野外匍匐茎条数和匍匐茎直径大小会影响到种群的繁殖和扩散能力。本研究表明，60%和 40%光照处理更适合虎耳草的匍匐茎发育生长，从而利于个体增殖。从生物量和叶片数来看，40%光照更适合‘黑魁’和‘雪纹’生长，表明一定遮阴限度内，可保证‘黑魁’和‘雪纹’正常生长，如果超过了遮阴限度，植物生长就不正常；15%光照环境使‘黑魁’和‘雪纹’的生物量降低，却更适合‘天目恩赐’的生长，表明‘天目恩赐’的最适遮阴度高于前两者，这可能同其野外自然居群分布在海拔较高和林下光照更弱的环境相关，因此对园林园艺应用提供了借鉴。

叶绿素荧光无损检测技术被广泛用于研究植物的光合生理和逆境胁迫生理。叶绿素荧光参数指标能够反映植物叶片 PS II对光能的吸收、传递和耗散等状况（Stephen & Donna, 2011；南吉斌，2019）。F_o 值上升能有效避免 PS II活性中心发生不可逆转的毁坏，不同光照下不同品种虎耳草对 F_o 和 NPQ 的响应趋势说明全光照和 15%的过弱光照均会对虎耳草的 PS II活性中心造成损伤。不同光照下不同品种虎耳草的 OJIP 曲线变化趋势的差异，进一步证明了‘黑魁’在全光照和 85%光照处理下，‘天目恩赐’在全光照处理下 PS II活性受到了严重损伤。3 个品种虎耳草的 F_m 均随着遮阴强度加大而升高，均在 15%光照处理时 F_m 达到最大值，说明虎耳草在高度荫蔽环境下 PS II仍能维持较高的电子传递效率（‘雪纹’>‘天目恩赐’>‘黑魁’）。正常光照条件下，植物的 F_v/F_m 一般为 0.75～0.85（张云等，2014）。本研究中，‘黑魁’在 40%～100%光照处理下，‘雪纹’和‘天目恩赐’在全光照和 85%光照处理下的 F_v/F_m 均低于 0.75，说明这些植物在相应的光照强度条件下受到了光胁迫，发生了不同程度的光抑制，虎耳草需要在一定的荫蔽环境下才能生长良好。

植物通过调整叶片色素构成和含量来适应波动的光照条件，据此，我们可以通过测定色素含量和构成的变化来衡量植物对不同光照条件的适应能力（马剑平等，2018）。光合作用涉及光能的吸收、传递和转化，有两大色素参与了这一过程：叶绿素和类胡萝卜素（孙小玲等，2010）。本研究中，在不同光照处理间，‘黑魁’和‘雪纹’的叶绿素含量大都随着遮阴度加大而递增且差异显著，类似情况见于金银忍冬（*Lonicera maackii*）幼苗的光照栽培实验（薛欢，2019），但随着遮阴程度加大，‘天目恩赐’的叶绿素含量仅 15%光照处理组与其他处理组存在差异显著性；‘黑魁’斑纹区、‘黑魁’绿叶区和‘雪纹’的类胡萝卜素含量随着光照减弱呈现出不同的变化趋势且差异显著，‘天目恩赐’呈下降趋势但差异显著性小，表明‘黑魁’和‘雪纹’的光合色素含量在不同光照环境下表现出积极的适应性，而‘天目恩赐’的适应性较差。类胡萝卜素、花色素苷和类黄酮等都是植物普遍用于避免产生光抑制的重要生化策略，对植物光合器官起重要的光保护作用（Voss et al., 2013）。本研究发现‘黑魁’在不同光强下会通过类胡萝卜素、类黄酮和花色素苷的多重防护来保护光合器官；‘雪纹’的花色素苷含量较少且对光强的响应不明显，主要通过调整类胡萝卜素和类黄酮的含量来适应光环境的变化；‘天目恩赐’则主要通过调整花色素苷和类黄酮含量来避免光抑制产生。这表明在强光或弱光环境下，不同叶色及斑纹的虎耳草品种会通过调整不同的色素比例来保护光合器官，由于这些品种的叶片色素构成存在差别，光适应性也表现出差异。

可溶性糖是植物通过光合作用产生的重要碳源，对维持细胞膜的完整性、调节植物组织渗透压和增强植物抗逆性具有重要作用（王梅等，2017）。本研究表明，随着遮阴强度增加，3 个品种虎耳草的可溶性糖

含量均逐渐减少，说明遮阴不利于可溶性糖的积累，而有利于糖分的消耗，这与刘玉兰等的研究结果一致（刘玉兰等，2006）。MDA 是膜系统脂质过氧化的产物，其含量可以反映膜脂过氧化程度和植物的抗逆性（张智猛等，2013）。可溶性蛋白是植物体内重要的营养物质和渗透调节物质，对细胞的生命物质及生物膜起到保护作用。在本研究中，‘黑魁’和‘天目恩赐’的可溶性蛋白和 MDA 含量均随着遮阴强度增加而减少，‘雪纹’的可溶性蛋白和 MDA 含量在 40%光照处理下最低，在 15%光照度下含量又出现了增加。说明光照过强引起‘黑魁’和‘天目恩赐’细胞膜透性增大，胞内电解质外渗，同时出现膜脂过氧化，MDA 含量增加，从而诱导可溶性蛋白合成以消除光强对细胞造成伤害。而对‘雪纹’而言，光照过强或过弱均会导致其 MDA 和可溶性蛋白含量增加，在 40%光照条件下达到最小值，表明植株受到的胁迫最小。

综上所述，不同虎耳草观赏品种在强光或弱光胁迫下，会通过调节叶片形态、调整光合色素及次生代谢物含量等方式适应光照环境改变，但不同品种间的表型、生理生化指标和光适应性存在差异。将光适应性筛选出来的指标值标准化后运用隶属函数法得到 3 个虎耳草品种在 15%光照处理下的隶属函数值，其结果表明‘雪纹’最耐阴且对光强的适应性最强，因此其推广栽培的环境更广，综合形态及生理指标表明其最适光照度为 40%光照；相对来说，‘天目恩赐’和‘黑魁’抗强光或弱光能力稍差，因此其推广栽培范围稍窄，两者的最适光照度在 15%～40%光照之间。因此，在园艺推广实践应用中，应该充分考虑不同品种的适宜光照强度范围和小环境。

参考文献：

AN Q, 2015. The changes in plant diversity and physiological characteristics on microhabitats gradient [D]. Lanzhou: Northwest Normal University: 1-59.[安琪，2015. 微生境梯度上植物多样性变化及其生理特征研究[D]. 兰州：西北师范大学：1–59.]

BLOOR JMG, GRUBB PJ, 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species [J]. J Ecol, 91(1):77- 85.

GUI KY, 2007. Studies on effects of growth of *Scindapsus aureus* under dissimilar light treatments [D]. Changsha: Hunan Agricultural University: 1-80. [桂克印，2007. 不同光照处理对绿萝生长发育的影响研究[D]. 长沙：湖南农业大学：1–80.]

HE AN, YUAN YW, LIANG YH, et al., 2010. Effects of natural light on photosynthetic characteristics of *Saxifraga stolonifera* [J]. J Anhui Agric Sci, 38(27): 14940-14941. [贺安娜，袁雅威，梁云浩，等，2010. 自然强光对阴生植物虎耳草光合特性的影响[J]. 安徽农业科学，38(27)：14940–14941.]

HUANG WW, ZHANG NN, HU TX, et al., 2011. Effects of high-temperature stress on physiological characteristics of leaves of *Simmondsia chinensis* seedlings from different provenances [J]. Acta Ecol Sin, 31(23): 7047-7055.[黄溦溦，张念念，胡庭兴，等，2011. 高温胁迫对不同种源希蒙得木叶片生理特性的影响[J]. 生态学报，31(23)：7047–7055.]

HU WH, ZHANG SS, XIAO YA, et al., 2015. Physiological responses and photo-protective mechanisms of two *Rhododendron* plants to natural sunlight after long term shading [J]. Chin J Plant Ecol, 39(11): 1093-1100. [胡文海，张斯斯，肖宜安，等，2015. 两种杜鹃花属植物对长期遮阴后全光照环境的生理响应及其光保护机制[J]. 植物生态学报，39(11)：1093–1100.]

KELLY J, JOSE S, NICHOLS JD, et al., 2008. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient [J]. For Ecol Manag, 257(1): 287-293.

KONG LY, OU GJ, WANG CH, 2014. Application of *Saxifraga stolonifera* Curt. to landscape achitecture [J]. Shanxi For Sci Technol, (2):77-78.[孔令亚，欧刚军，王春辉，2014. 虎耳草在园林中的应用[J]. 陕西林业科技，(2):77–78.]

KUPPER H, BENEDIKTY Z, MORINA F, et al., 2019. Analysis of OJIP chlorophyll fluorescence kinetics and QA reoxidation kinetics by direct fast imaging [J]. Plant Physiol, 179(2): 369-381.

LI HS, 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press: 134-137.[李合生，2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社：

134–137.]

LIU QQ, FU NF, TIAN DK, 2017. Rapid propagation of stolon of *Saxifraga stolonifera* ‘Hei Kui’ [J]. Mod Hort, 4:5-7. [刘青青，付乃峰，田代科，2017. ‘黑魁’虎耳草的匍匐茎快繁[J]. 现代园艺，4：5–7.]

LIU YL, ZHENG YF, ZHANG XY, et al., 2006. Effects of light quality and light intensity on photosynthetic rate and sugar accumulation of wine grape [J].Chin J Agrometeol, 2006(4):286-288.[刘玉兰，郑有飞，张晓煜，等，2006. 光质和光强对酿酒葡萄光合速率及糖分积累的影响[J]. 中国农业气象，27(4)：286–288.]

MA JP, JIANG SX, FU GQ, et al., 2018. The effect of shading on the photosynthetic characteristics and leaf character traits of *Paeonia rockii* [J]. Nonwood For Res, 36(2):169-174. [马剑平，姜生秀，付贵全，等，2018. 遮阳对紫斑牡丹光合特性和叶片性状特征的影响[J]. 经济林研究，36(2)：169–174.]

MA TG, LI XY, LIN LS, et al., 2018. The effects of shade on leaf traits and water physiological characteristics in *Alhagi sparsifolia* [J]. Acta Ecol Sin, 38(23): 8466-8474.[马天光，李向义，林丽莎，等，2018. 遮阴对骆驼刺叶性状和水分生理的影响[J]. 生态学报，38(23)：8466–8474.]

MITA S, HIRANO H, NAKA MK, 1997. Negative regulation in the expression of a sugar-inducible gene in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Physiol, 114(2): 575-582.

NAN JB, LIN L, 2019. Comparisons of photosynthetic physiological characteristics of three species of *Hippophae* in Tibet [J]. Nonwood For Res, 37(4):96-103. [南吉斌，林玲，2019. 西藏 3 种沙棘属植物光合生理特性的比较[J]. 经济林研究，37(4)：96–103.]

PAN JT, 1992. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 34(2) [M]. Beijing: Science Press: 35-231. [潘锦堂，1992. 中国植物志：第三十四卷，第二分册[M]. 北京：科学出版社：35–231.]

PAN Y, ZHANG XQ, YE K, et al., 2021. Physiological responses of ten *Hydrangea macrophylla* cultivars to shading and evaluation of strong light tolerance [J]. J Fujian Agric For (Nat Sci Ed), 50(1): 36-48.[潘月，张宪权，叶康，等，2021. 不同八仙花品种对遮阴和强光处理的生理响应与评价[J]. 福建农林大学学报(自然科学版)，50(1)：36–48.]

PU S, SONG LK, 2009. Research advance on *Saxifraga stolonifera* [J]. J Anhui Agric Sci, 37(31): 15224-15226. [蒲祥，宋良科，2009. 虎耳草的研究进展[J]. 安徽农业科学，37(31)：15224–15226.]

SHI SQ, YUAN YX, YANG MS, et al., 2004. Effects of water stress on photochemical quenching and non-photochemical quenching of chlorophyll a fluorescence in four tree seedlings [J]. Sci Silv Sin, 40(1): 168-173. [史胜青，袁玉欣，杨敏生，等，2004. 水分胁迫对 4 种苗木叶绿素荧光的光化学淬灭和非光化学淬灭的影响[J]. 林业科学，40(1)：168–173.]

STEPHEN JT, DONNA MR, 2019. Propagation and chlorophyll fluorescence of *Camptotheca acuminata* cuttings [J]. J Med Plant Res, 5(1): 1-6.

SUN XL, XU YF, MA LY, et al., 2010. A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. Chin J Plant Ecol, 34(8): 989-999.[孙小玲，许岳飞，马鲁沂，等，2010. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报，34(8)：989–999.]

TAKAHASHI S, BADGER MR, 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage [J]. Trends Plant Sci, 16(1): 53-60.

TANG M, ZHAI XM, LI J, et al., 2020. Study on chlorophyll fluorescence characteristics of tea varieties (lines) at different phenological stage [J]. S Chin Agric, 14(28): 9-12.[唐敏，翟秀明，李解，等，2020. 不同物候期茶树品种(系)叶绿素荧光特性研究[J]. 南方农业，14(28)：9–12.]

TIAN DK, 2014. *Saxifraga stolonifera* ‘Hei Kui’[J]. Saxifrage Mag, (22): 48-49.

TIAN DK, 2015. ‘Hei Kui’ is the first internationally registered new variety of *Saxifraga* of China [J]. Chin Flower Bonsai, (5): 4-5.[田代科，2015. 中国首个虎耳草属国际登录新品种‘黑魁’[J]. 中国花卉盆景，（5）：4–5.]

VOSS I, SUNIL B, SCHEIBE R, et al., 2013. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response [J]. Plant Biol, 15(4): 713-722.

WANG M, XU ZR, ZHANG JQ, et al., 2017. Effect of shades on growth and physiological characteristics of 10 species of wild ornamental plants in Lanzhou [J]. Pratacult Sci, 34(5): 1008-1016.[王梅，徐正茹，张建旗，等，2017. 遮阴对 10 种野生观赏植物生长及生理特性的影响[J]. 草业科学，34(5)：1008–1016.]

WANG RJ, LIU X, YANG SJ, et al., 2019. Effects of shading on growth and photosynthesis of *Saxifraga stolonifera* Curt. under nitrogen deposition [J]. J S Agric, 50(2):330-337.[王锐洁，刘筱，杨淑君，等，2019. 氮沉降背景下遮阴对虎耳草生长和光合作用的影响[J]. 南方农业学报，50(2)：330–337.]

WU CY, RAVEN PH, 2001. Flora of China [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 8: 208-344.

WU X, MAO XJ, FAN LL, et al., 2021. Photosynthetic characteristics of different color leaves of *Schefflera odorata* 'Variegata'[J/OL]. Chin J Trop Crops, 1-10. https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1019.s.20211221.1557.002.html [吴霞，毛行简，凡莉莉，等，2021. 花叶鹅掌柴不同颜色叶片光合特性[J/OL]. 热带作物学报，1–10. https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1019.s.20211221.1557.002.html]

XUE H, 2019. Growth and photosynthetic physiological characteristics of *Lonicera maackii* Maxim. seedlings under different light intensities [D]. Jilin: Beihua University: 1-96 [薛欢，2019，不同光强下金银忍冬幼苗生长及光合生理特性[D]. 吉林：北华大学：1–96.]

XUE W, LI X, ZHU J T, et al., 2011. Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *Alhagi sparsifolia* [J]. Chin J Plant Ecol, 35(1): 82-90. [薛伟，李向，朱军涛，等，2011. 遮阴对疏叶骆驼刺叶形态和光合参数的影响[J]. 植物生态学报，35(1)：82–90.]

XU HJ, CHENG ZL, 2015. Application of *Saxifraga* in landscape vertical greening [J]. Heilongjiang Agric Sci, (10): 126-128. [许红娟，陈之林，2015. 虎耳草在园林垂直绿化中应用初探[J]. 黑龙江农业科学， (10)：126–128.]

YANG YZ, CHEN G, PENG FG, 2010. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters in seedlings of different *Toona sinensis* provenances [J]. J NE For Univ, 38(7): 49 - 51. [杨玉珍，陈刚， 彭方仁，2010. 干旱胁迫对不同种源香椿主要叶绿素荧光参数的影响[J]. 东北林业大学学报，38(7)：49 – 51.]

ZHANG H, LI QY, HE SW, et al., 2021. Research Progress on chemical constituents and pharmacological activities of *Saxifraga stolonifera* [J]. Prog Vet Med, 42(1): 94-99. [张慧，李秋月，贺尚文，等，2021. 虎耳草化学成分及药理活性研究进展[J]. 动物医学进展，42(1)：94–99.]

ZHANG H, ZHAO QH, 2013. Screening method of economic indicators based on the basic principle of principal component analysis [J]. J Shandong Univ Financ, 2(124) : 52-61. [张辉，赵秋红，2013. 基于主成分分析基本原理的经济指标的筛选方法[J]. 山东财政学院学报，2(124) ：52–61.]

ZHANG J, ZOU XZ, YANG CP, et al., 2005. The chlorophyll fluorescence characteristic of *Quercus mongolica* from different provenance [J]. J NE For Univ, 33(3): 20-21. [张杰，邹学忠，杨传平，等，2005. 不同蒙古栎种源的叶绿素荧光特性[J]. 东北林业大学学报，33(3)：20–21.]

ZHANG Y, XIA GH, MA K, et al., 2014. Effects of shade on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of *Ardisia violacea* [J]. Chin J Appl Ecol, 25(7): 1940-1948. [张云，夏国华，马凯，等，2014. 遮阴对堇叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报，25(7)：1940–1948.]

ZHANG Z, 2016. *Saxifraga stolonifera* 'Hei Kui'of Chenshan won the most potential new variety [J]. For Sci Technol Comm, (9):43. [张哲，2016. 辰山'黑魁'虎耳草获评最具潜力新品种[J]. 林业科技通讯，（9）：43.]

ZHANG ZM, DAI LX, SONG WW, et al., 2013. Effect of drought stresses at different growth stages on peanut leaf protective enzyme activities and osmoregulation substances content [J]. Acta Agron Sin, 39(1):133-141. [张智猛，戴良香，宋文武，等，2013. 干旱处理对花生品种叶片保护酶活性和渗透物质含量的影响[J]. 作物学报，39(1)：133–141.]